第27卷 第2期 昆 虫 学 报 Vol. 27, No. 2
1984年5月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1984

粘虫蛾复眼背、腹区视杆结构的差异

郭 炳 群
(中国科学院动物研究所)

摘要 根据光学和电子显微镜的观察，粘虫蛾复眼背、腹区域的视杆结构具有以下主要差异：1）背方小眼视杆的长度短于腹方小眼视杆的长度。2）在横切面上，背方小眼视杆的中段近似方形。该段间细胞的视小杆为三角形，每个具有平行排列的微绒毛。整个视杆包含两个互相垂直的微绒毛轴。腹方小眼视杆的中段为风扇形。间细胞的视小杆为"V"字形，微绒毛排列不平行。3）背方小眼基细胞的视小杆几乎位于气管反光层远侧，而腹方小眼甚至延伸到气管反光层内。

在背方和腹方小眼视杆的内段，每个间细胞的微绒毛均平行，且排列在基细胞的大形视小杆周围。更深层，在其它细胞的轴突均已相继出现的水平上，基细胞的大形视小杆仍然可见。

最后，对形态上的特点，在功能上可能具有的一些意义也进行了初步讨论。

关键词 粘虫 复眼 小眼 视杆

关于昆虫光感受器的研究已有100多年的历史，利用电子显微镜观察复眼超微结构的论文也相当多。但近几年来仅有少量文献报道，某些昆虫复眼的不同部位虽然外部形态相似，小网膜的微细结构却存在着明显的差异。例如，Schinz (1975) 发现蜜蜂的最背方小眼的视杆横切面呈多边形，由9个视小杆组成；而腹方小眼的视杆则由8个视小杆组成，其横切面为圆形。Laughlin 及 McGuinness (1978) 在研究蜻蜓的工作中以及 Meinecke (1981) 在研究莎草粘虫 *Spodoptera exempta* Walk. 中，也都看到了在背方小眼与腹方小眼中存在不同类型的视杆。目前，在这方面已经公开报道的昆虫约有7种。其中，属于鳞翅目的只有莎草粘虫、棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner)（高慰曾、郭炳群，1983）。这种情况究竟是否在一定程度上带有普遍性？它与哪些视觉功能有关系？它是昆虫长期适应哪些光学环境的结果？这些都是值得探索的问题。

我们曾经研究，棉铃虫复眼的结构和反射特性都有区域性差异。我国粘虫 *Leucania separata* Walker 与棉铃虫是同一科的昆虫。虽然上海生理研究所图象识别组 (1976) 对于本种虫蛾视网膜的结构已经做过报道，但他们只描述了一种类型的小网膜。为了弄清我国粘虫蛾是否与棉铃虫及莎草粘虫一样也存在着上述差异，本项研究着重对粘虫蛾背方小眼与腹方小眼的视杆结构进行了观察和比较。

材 料 和 方 法

光学显微镜标本的制作：

粘虫蛹由江苏省徐州地区田间采集。将羽化后2—5天的蛾子切头，分开左右眼放入

本文于1983年1月收到。
本项工作在陈宁生先生指导下进行，并审阅修改文稿；技术上得到卢宝廉、张善干、张玉华及本所电镜室同志的指教；部分照片由曹守珍、于延芬洗印，谨此致谢。

Susa 液中固定 24 小时。固定后的材料经脱水、透蜡，然后定向包埋于石蜡中。复眼按自背方至腹方，由前至后的顺序在切片机上切成 7 微米厚的连续切片。按常规方法染色、封片。最后在光学显微镜下观察摄影。

电子显微镜标本的制作：

材料同上。切下虫蛾头，并将左右眼分开。在用 0.1*M* 磷酸缓冲液（pH 为 7.3）配制的 5% 的戊二醛中固定 7 小时。取出后放在滴有固定液的蜡盘上，将复眼切割成背、腹两部分，然后分别放在新的戊二醛固定液中继续固定 1 小时。预固定后的材料，经过 0.1*M* 磷酸缓冲液配制的 5.4% 蔗糖浸洗液清洗后，再放入 0.1*M* 磷酸缓冲液配制的 1% 的四氧化锇中固定 2 小时，之后，材料在双蒸水中洗净，并在一系列梯度酒精中脱水(固定及95%以下梯度酒精中脱水均在 0—4℃ 下进行)。为了获得较满意的脱水和更好的渗透，材料在包埋到纯 Epon812 之前经过一下无水丙酮及丙酮与 Epon812 等量混合物的处理。最后，定向包埋于 Epon812 中，放置烤箱中聚合（35℃、45℃ 各一天，60℃ 二天）。修块时取最背方和最腹方小眼，并且在切片时尽量垂直于这些小眼的纵轴。为了及时找到所需要的部位，由外往内切成 1 微米的切片，用 1% 的亚甲蓝快速染色(郑若玄，1980)，在光学显微镜下观察。当看到出现视杆横断面时再切成 500—700 Å 的超薄切片。用醋酸铀和柠檬酸铅进行双重染色。最后，在 H-300 型电子显微镜下观察拍照。

观　察　结　果

一、光学显微镜观察

腹方小眼视杆中段的横切面为辐射状（图版 I: 1）。而背方小眼视杆中段的横切面为矩形（图版 I: 2）。在复眼背部区域的横切面上计算，典型的这种视杆至少有 350 多个。

在纵切面上测量腹方小眼视杆远端至基膜大约为 146 微米。背方小眼约为 122 微米。

二、电子显微镜观察

着重检查了背方、腹方小眼在不同水平深度上视杆的微细结构。根据视杆横切面上的检查，背方和腹方的大多数小眼有 8 个小网膜细胞，即一个顶细胞，六个间细胞和一个基细胞。而且它们在不同的水平深度上提供微绒毛。横切面上，背方小眼和腹方小眼视杆结构显示出很大的差异。为了便于对比，根据视杆各水平横切面的一些结构特点，由外往内将视杆分为外段、中段、内段三个部分进行详细描述。

(1) 背方小眼视杆

视杆外段在横切面中只占据小网膜的一小部分。在最远端只有顶细胞 (R_1) 有少量微绒毛(图版 I:3)。往近心方向，顶细胞的视小杆逐步增大，视杆中主要是它的平行排列的微绒毛，而 6 个间细胞仅仅开始提供少量的微绒毛，排列在顶细胞视小杆的两侧(图版 I:4)。根据它们与顶细胞的相对位置，将它们顺时针地编为 R_2—R_7。

视杆中段的横切面近似方形。和外段相比，这一部分 R_1 变得很小，R_2—R_7 明显地增大，小网膜细胞几乎全被它们的微绒毛所充满。在整个视杆的不同水平上，也是这一段最大。而且，由于 R_1 与 R_2、R_7 的微绒毛平行，R_4 与 R_5 的微绒毛平行，视小杆之间的界线

不清，所以初看起来，整个视杆几乎只包括 4 个三角形的视小杆。其实，借助于胞桥小体(desmosome)不难看出，整个视杆仍然是由 7 个小网膜细胞的视小杆所组成。其中除 R_1 视小杆外，R_2—R_7 的视小杆都呈三角形。R_3 和 R_6 的视小杆轮廓比较明显，两者彼此相对，但互不接触；R_2 与 R_1、R_7，R_4 与 R_5 的视小杆分别构成另外两个三角形，两者也彼此相对，并互相接触。前两个三角形的微绒毛轴与后两个三角形的微绒毛轴互相垂直。在远心部分，小眼周围没有气管，相邻小眼的小网膜紧挨(图版 I:5)。而在近心部分，小眼四周被许多气管组织所充满(图版I:6)。

从基细胞 (R_8) 视小杆的出现至最终消失，称为视杆内段。这里突出的是基细胞视小杆相当大，并且较为复杂。开始，基细胞的视小杆位于视杆的中间，其它视小杆排列在它的周围(图版 II:7)。随着向心延伸，先后出现 R_1—R_7 的轴突，而基细胞的视小杆却逐步扩大，细胞质横穿整个小眼，把视小杆划分为两部分，视小杆四周全被细胞质包围(图版 II:8)。在最近心部分，视杆全由基细胞的微绒毛组成。在气管反光层，基细胞几乎没有微绒毛，其细胞质与 R_1—R_7 轴突一起穿过气管反光层(图版 II:9)。

(2) 腹方小眼视杆

图版 II:10 至图版 III:15 是腹方小眼视杆相对应于背方小眼视杆的外段、中段、内段各个不同水平深度的横切面图。它们与背方小眼视杆的最大不同点，是外段和中段视杆及视小杆的形状，微绒毛的排列。多数小眼的视杆外段其巨大的顶细胞视小杆呈稍弯曲的长臂状，小而呈分叉的间细胞视小杆排列在它的外侧，使整个视杆呈现不规则的形状(图版 II:10)。在视杆中段，绝大多数小眼的顶细胞视小杆变小呈三角形，不延伸到视杆中央，具有平行排列的微绒毛。6 个间细胞的“V”字形视小杆辐射状地均匀排列，构成风扇形的视杆 (Lobed rhabdom)，它们的微绒毛都不平行排列(图版 III:11、12)；少数小眼视杆仅由 6 个或 7 个“V”字形视小杆组成，并呈辐射状地排列。在“V”字形视小杆的夹角中可见到胞质。视小杆之间紧密接触。与背方视杆相比，在这种风扇形视杆中，视小杆之间以及视小杆与胞质之间的接触面，似乎都比较大。

从图版 III:13 可看到，腹方小眼的视杆内段与背方小眼的视杆内段较为相似，即视杆中央为环状的基细胞视小杆，近似三角形的间细胞视小杆排列在它的周围，而且它们的微绒毛变为平行排列。随着向心延伸，基细胞也逐步扩大到横穿整个小眼，把视杆划分为两部分(图版 III:14)。R_1—R_7 先后出现轴突。在腹方气管反光层里仍可见到少量的微绒毛(图版 III:15)，这些微绒毛除了主要由基细胞提供外，是否尚有其他细胞提供，切片上不易分清。

讨　　论

根据电子显微镜的观察，粘虫蛾复眼背方与腹方小眼的视杆，在结构上很不相同，背方视杆近似方形，而腹方视杆为风扇形，这与 Meinecke (1981) 描述的莎草粘虫非常近似。上海生理研究所图象识别组 (1976) 关于粘虫视杆结构的描述与本文腹方小眼视杆的结构基本上是一致的。不过，他们观察到视杆中段(据其电镜照片小眼周围已有气管组织，故相当于本文的视杆中段近心部分) 只由 6 个间细胞视小杆组成。而在本项工作中观察到的绝大多数小眼，在视杆中段任何水平的横切面上，均可见到三角形的顶细胞视小杆。

仅有个别小眼，其视杆只由6个或7个“V”字形的视小杆组成。看来，复眼其他部位的情况也还需要进一步观察。

粘虫蛾视杆在结构上的区域性差异是否伴随着功能上的区域性差异？在昆虫复眼研究中，有关结构与功能的论述虽已很多，但只有少数资料来探讨这个问题。现在已经公认，昆虫能否分辨不同的偏振光，光感受器里有没有平行排列的微绒毛结构是先决条件。George (1976) 曾经报道过大蜡螟蛾 *Galleria mellonella* 视杆分为9个具有平行微绒毛部分，并且通过实验研究，首先提出了鳞翅目昆虫也许有探测偏振光的能力。在昆虫背方小眼视杆的外段、中段和内段这个相当长的区域内都具有平行排列的微绒毛。而腹方小眼，只有在视杆内段，才出现这种情况。如果从已知的理论来推测，背方小眼也许能够探测来自天空的偏振光。不过，这种探测可能并不精密。因为，整个视杆的全部平行微绒毛，只含有两个相互垂直的轴向。此外，由于在棉铃虫复眼里几乎也有类似结构，所以，这种特化与长途迁飞定向是不是有关，看来还很难说。

Snyder (1973) 在讨论融合视杆的结构和功能的一文中指出，由于所有的视小杆紧密地结合在一起，小网膜细胞之间的光偶合及电偶合的可能性很大地增加，因而可以提高颜色感觉能力。Meinecke (1981) 认为，很长的视杆和扇状排列的微绒毛是克服偏振光能感性而有利于图象识别等其它视觉功能的两个途径。在粘虫蛾复方小眼风扇形的视杆中，各“V”字形视小杆之间的接触面以及视小杆与胞质之间的接触面，都较背方小眼大，而且，在视杆长度上，腹方也大于背方，按照上述观点，两者在颜色感觉和图象识别能力方面或许也是有差别的。

晶锥与视杆远端之间有宽阔的透明带 (clear zone) 以及靠近基膜远侧有气管反光组织，这是夜行昆虫复眼形态上的两大特征。有关透明带功能意义的文章很多，但有关气管反光层的研究报道很少，光线在这里如何被反射，又如何被视觉细胞所接收，目前极不清楚。另外，许多有关蛾类复眼组织学的研究报道中都提到有一个局限在近心的基细胞。但对于这个细胞的形态和功能却很少谈及。从图版 II: 7-8 和图版III: 13-14，可以看出，在视杆内段，基细胞视小杆显得大而复杂；在更基部，视杆全由基细胞微绒毛组成。因此，我们同意上海生理研究所图象识别组的看法，从气管反光组织反射来的光线，主要是靠视杆内段接收，而其中基细胞起着最主要的作用。此外，在背方气管反光层处，已见不到微绒毛；而在腹方气管反光组织中，仍可见到微绒毛。何忠及贺小威 (1983) 已测出，棉铃虫复眼腹方的反光能力强于背方，并且推测腹方小眼对于微光的敏感性可能也强于背方。联系他们的结果，腹方小眼基细胞视小杆的位置延伸到气管反光组织中，或许是对提高微光敏感性具有重要的意义。

参 考 文 献

上海生理研究所图象识别研究组 1976 夜行昆虫复眼光感受器的显微和亚显微结构的研究。生物化学与生物物理进展 (3): 27—30。

郑若玄 1980 实用细胞学技术。科学出版社。

何忠、贺小威 1983 棉铃虫夜眼反射光斑的研究。昆虫学报 **26**(2): 130—8。

高慰曾、郭炳群 1983 棉铃虫复眼外部形态和显微结构。昆虫学报 **26**(4): 375—8。

George, C. S. and Harold, K. 1976 The ultrastructural organization of visual system of the wax moth, *Galleria mellonella*: The retina. *Cell Tiss. Res.* **174**(4): 519—32.

Laughlin, S. B. and McGuinness, S. 1978 The structures of dorsal and vertral regions of a dragonfly retina. *Cell Tiss. Res.* **188**(3): 427—47.
Meinecke, C. C. 1981 The fine structure of the compound eye of the African armyworm moth, *Spodoptera exempta* Walk. (Lepidoptera, Noctuidae). *Cell Tiss. Res.* **216**(2): 333—47.
Schinz, H. R. 1975 Structural specialisation in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera. Cell Tiss. Res.* **162**(1): 23—34.
Snyder, A. W. 1973 Structure and function of the fuse rhabdom. *J. Comp. Physial.* **87**(2): 99—135.

STRUCTURAL DIFFERENCE OF RHABDOMS IN THE DORSAL AND VENTRAL OMMATIDIA OF THE ARMYWORM *LEUCANIA SEPARATA* WALKER

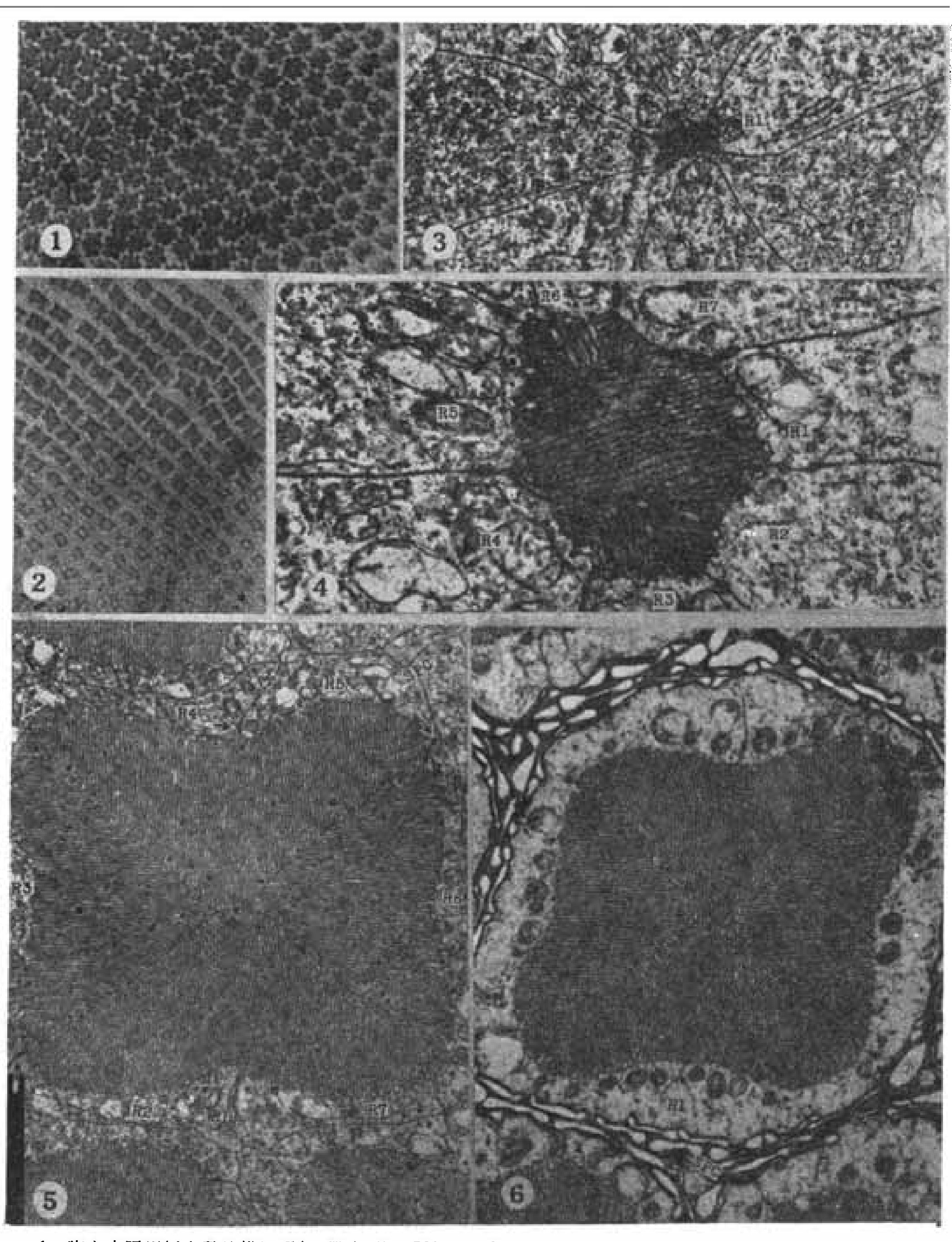
Guo Bing-qun
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

Light and electron microscopic observations reveal that the structure of rhabdoms in the dorsal ommatidia of *Leucania separata* Walker is different from that in the ventral ommatidia in several aspects: 1) The length of rhabdom in the dorsal ommatidia is shorter. 2) In cross section, the middle part of the dorsal rhabdom is nearly square and contains triangular rhabdomeres of the medial cells provided with parallel microvilli. There are two microvillus axes perpendicular to each other. The middle part of the ventral rhabdom is lobate, and contains V-shaped rhabdomeres of the medial cells without parallel microvilli. 3) In dorsal ommatidia the rhabdomere of the basal cell is almost situated in the outer side of the tapetum, while in ventral ommatidia it extends even into the tapetum.

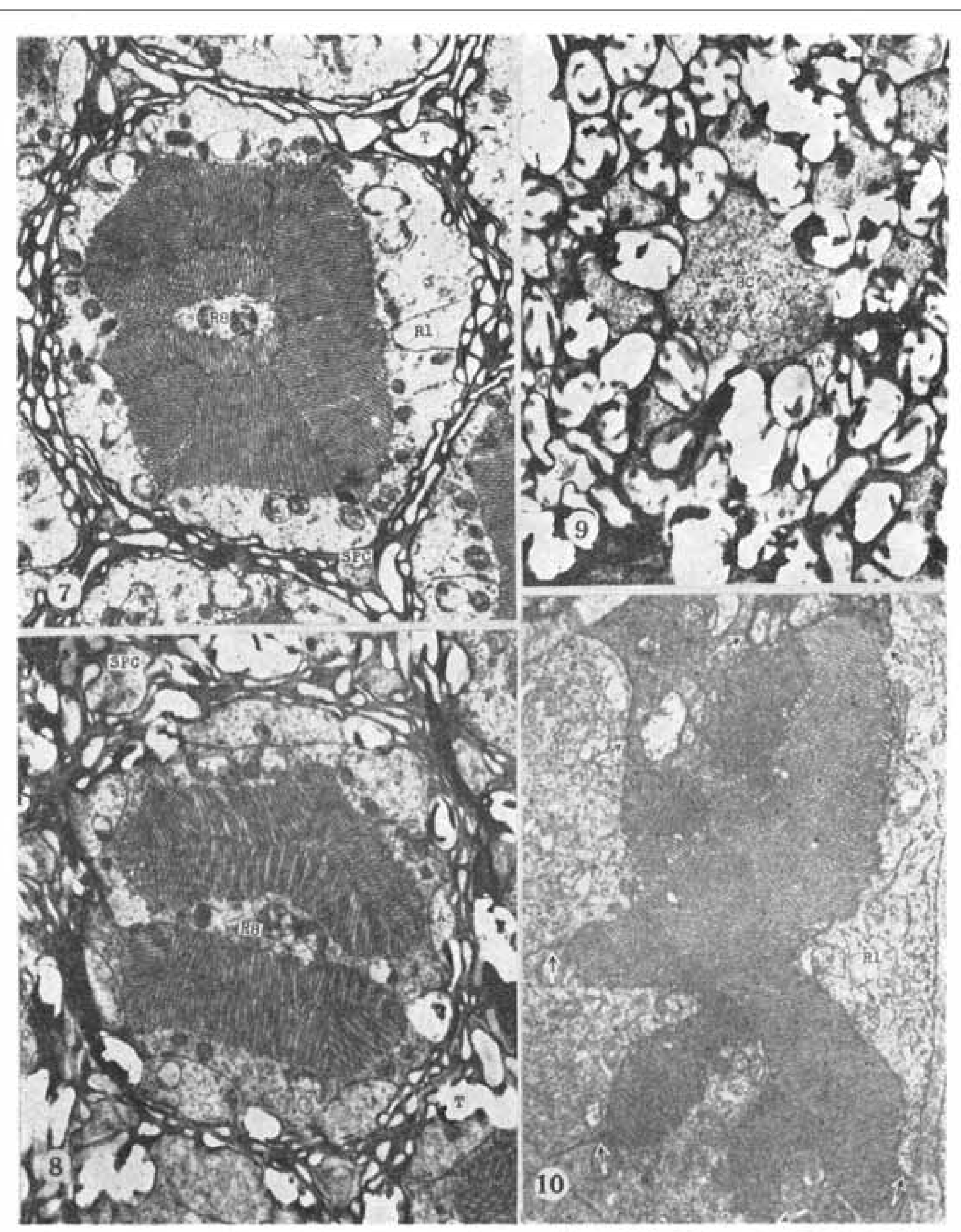
At the proximal part of the rhabdom of both the dorsal and ventral ommatidia, the distal cell and the medial cells have parallel microvilli arranged in the periphery of the large rhabdomere of the basal cell. At deeper level where the axons of all other cells have just appeared in succession, the large rhabdomere of the basal cell still can be seen.

The possible functional significance of the structural difference is briefly discussed.

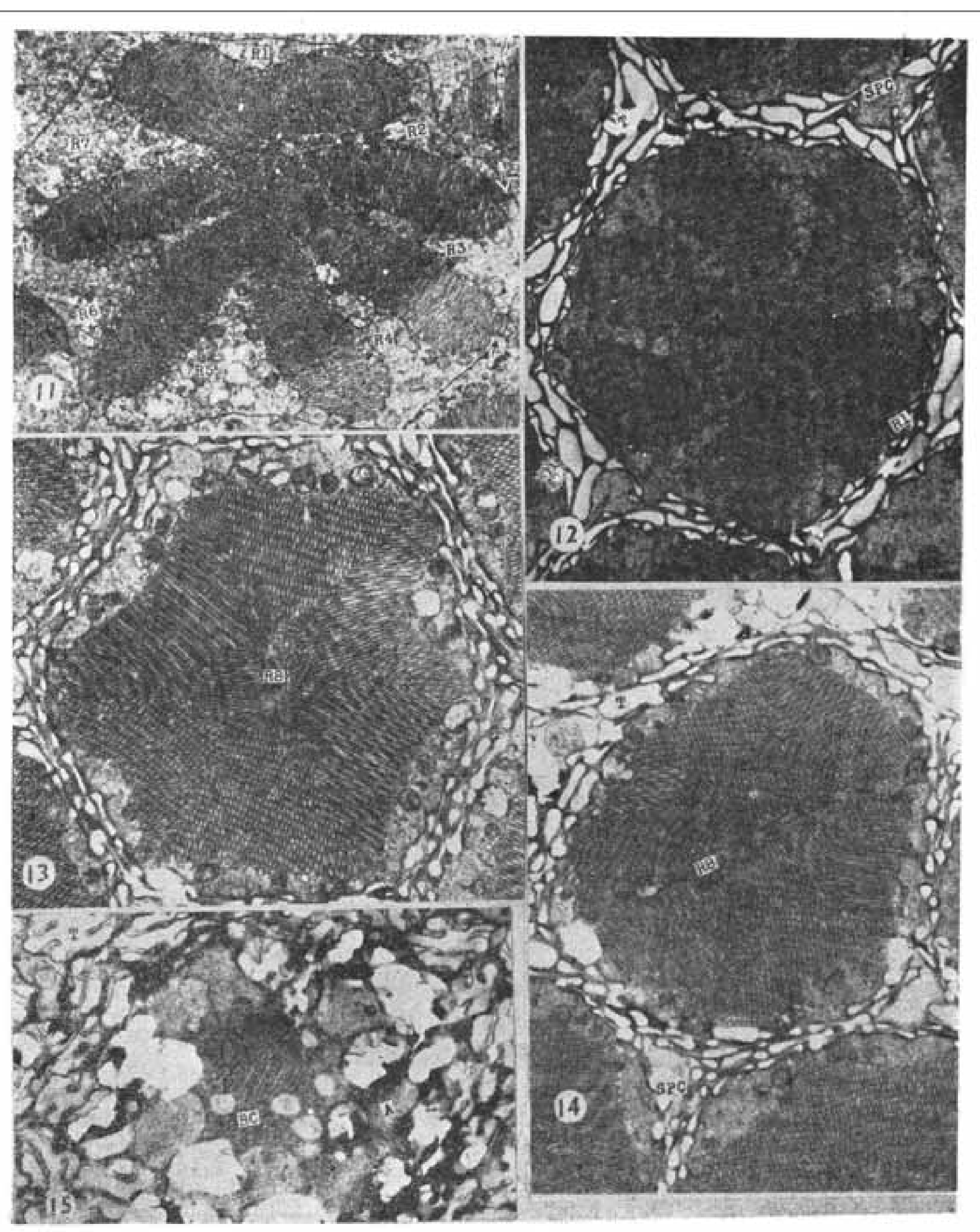
Key words armyworm—*Leucania separata*—compound eye—ommatidium—rhabdom



1．腹方小眼视杆中段的横切面(切得略斜)，720×。 2．背方小眼视杆中段的横切面(切得略斜)，720×。 3．背方小眼视杆外段远端的横切面，21000×。4．背方小眼视杆外段近心部分横切面。R_1 为顶细胞，R_2—R_7 为间细胞，13800×。5．背方小眼视杆中段远心部分横切面。箭头示胞桥小体。Spc 为附色素细胞，6600×。6．背方小眼视杆中段近心部分横切面。T 为气管，7800×。



7—8．背方小眼视杆内段不同水平横切面。 R_8 为基细胞，A 为轴突，6875—7150× 9．复眼背方的气管反光层，内有基细胞质（BC）和间细胞的轴突，6875×。10．腹方小眼视杆外段横切面，6050×。



11—12. 腹方小眼视杆中段不同水平的横切面，4400×。4675×。13—15. 是腹方小眼视杆内段不同水平的横切面，7700×，7150×，8250×。